

## LE GENRE HYDROTRICHE (SCROPHULARIACEÆ)

A. RAYNAL-ROQUES

RAYNAL-ROQUES, A. — 7.08.1979. Le genre *Hydrotriche* (Scrophulariaceæ), *Adansonia*, ser. 2, 19 (2) : 145-173. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Trois nouvelles espèces sont ajoutées à la seule reconnue jusqu'ici dans ce genre malgache; à cette occasion, la définition du genre est élargie et précisée; il apparaît remarquablement naturel. La variation, d'une espèce à l'autre, d'un certain nombre de caractères morphologiques et biologiques est étudiée; cette variation est transposée hypothétiquement en termes de spécialisation, et une hypothèse de spéciation est proposée.

ABSTRACT: Three new species are added to the single one previously recognised in this genus endemic of Madagascar; the description of the genus is consequently both enlarged and precised, and it appears as a remarkably natural unit. The variation of some morphological and biological characters within the genus is exposed, and hypothetically interpreted as specialisation trends; an hypothesis of speciation is proposed.

*Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.*

Le genre *Hydrotriche* fut créé en 1832 par ZUCCARINI pour une plante aquatique malgache dont les tiges, submergées, portent des feuilles filiformes verticillées, et dont les inflorescences se dressent au-dessus de l'eau; l'étymologie du binôme spécifique décrit bien l'unique espèce connue alors : des feuilles capillaires submergées (*Hydrotriche*) et un racème de belles fleurs à 5 lobes rosés (*hottoniiflora*).

La plante n'étant pas rare sur la Grande Ile, les récoltes s'accumulèrent et permirent à BONATI, en 1927, de pressentir une diversification, mais le genre resta monospécifique.

Une étude plus approfondie des échantillons, menée à la lumière d'observations antérieures sur d'autres Scrophulariacées aquatiques, m'a permis de reconnaître l'hétérogénéité de cette unique espèce, et la nécessité d'en créer d'autres dans ce petit genre; parallèlement à la mise en évidence de la diversification spécifique, le concept du genre *Hydrotriche* s'est à la fois épuré et précisé.

Certaines des espèces décrites ici avaient reçu un statut variétal dans les travaux de BONATI; c'est le cas de son *H. hottoniiflora* var. *latifolia*, suffisamment distinct de la variété typique, aussi bien par sa morphologie que par sa distribution géographique limitée, pour qu'on lui attribue un rang spécifique (*H. galiifolia*); on peut également citer sa variété *terrestris*, qui n'est nullement une forme écologique temporaire et saisonnière de la plante submergée, mais une espèce bien différente dans sa morphologie et son écologie (*H. bryoides*). Enfin, un échantillon jusqu'à présent mal

identifié s'est révélé appartenir à une autre petite espèce annuelle (*H. mayacoides*). Le genre compte donc désormais 4 espèces, dont l'une (*H. hottoniflora*) comprend deux variétés.

L'étude des deux espèces aquatiques vivaces (*H. hottoniflora* et *H. galifolia*) n'a pas posé de problème majeur, étant donnée la relative abondance du matériel; mais il n'en est pas de même des deux petites espèces annuelles, dont les récoltes sont si rares que j'ai longtemps hésité à les décrire. Cependant, le matériel, récolté dans les deux cas par PERRIER DE LA BÂTHIE, est d'une qualité excellente, et un échantillon de ces plantes minuscules réunit de nombreux individus entiers : ce sont presque des échantillons de populations; j'ai donc pu étudier un nombre suffisant de structures, provenant d'individus différents, pour acquérir une notion synthétique, conceptuelle, de l'espèce, même si je ne puis pas approcher vraiment sa variabilité écologique ou génétique. C'est pourquoi je décris ci-après ces deux nouveaux taxons, malgré la grande rareté du matériel disponible actuellement.

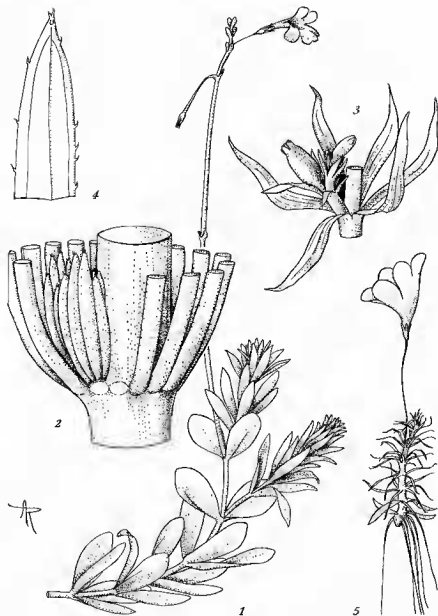
L'accroissement du nombre d'espèces dans le genre *Hydrotriche* entraîne, comme il se doit, un élargissement de sa définition; certains caractères comme, par exemple, l'existence d'une inflorescence en racème émergé à feuilles bractéales opposées et réduites, ne se retrouvent plus dans toutes les espèces. Par contre d'autres caractères, tels que la forme des étamines ou du stigmate par exemple, apparaissent remarquablement constants; non seulement on peut désormais dégager une définition générique, mais encore le genre *Hydrotriche*, dans sa diversité, montre une homogénéité à certains points de vue qui permet de le considérer comme tout à fait naturel.

#### MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE ESSAIS D'APPROCHE ÉVOLUTIVE

##### PORT

Les *Hydrotriche* sont soit des hydrophytes vivaces d'eau permanente, soit des pélophytes annuels de berges saisonnièrement et faiblement inondées. Les plantes sont normalement fixées au sol par des racines adventives issues des nœuds les plus inférieurs; chez les deux grandes espèces submergées au moins, les rameaux brisés émettent rapidement des racines et contribuent le cas échéant à propager la plante végétativement.

Les deux espèces vivaces, aquatiques strictes, ne semblent pas tolérer l'émersion totale; leurs tiges souples sont dressées dans l'eau, et peuvent largement dépasser un mètre de longueur chez *H. hottoniflora*. Des rameaux latéraux (Pl. 1, 2), qui assurent une multiplication végétative potentielle, apparaissent parfois, et semblent localisés surtout près de la base d'une part, et près du sommet florifère d'autre part : la tige ne se ramifie guère sur la grande longueur intermédiaire.



Pl. I. — Disposition foliaire : 1, *Hydrotriche gallifolia*, rameau feuillé et inflorescence  $\times 1$  (*Perrier de la Bathie 1520 bis*); 2, *H. bottoniflora*, verticille de feuilles et très jeune rameau axillaire  $\times 10$  (*Bogner 204*); 3, *H. mayacoides*, verticille de feuilles et rameau axillaire florifère  $\times 5$ ; 4, *id.*, sommet de feuille  $\times 10$  (*Perrier de la Bathie 13650*); 5, *H. bryoides*, individu entier  $\times 3$  (*Perrier de la Bathie 8467*).

Les deux petites espèces annuelles semblent germer en eau peu profonde, croître à la baisse des eaux et terminer leur cycle bref en fructifiant émergées, sur un sol encore humide; les tiges d'*H. bryoides*, courtes et décombantes, se ramifient, tandis que celles d'*H. mayacoides*, minuscules et dressées, restent généralement simples.

#### FEUILLES

Les feuilles, sessiles, verticillées le long des tiges, sont simples, filiformes et subcylindriques chez *H. hottoniiflora* (Pl. 1, 2); chez les autres espèces, elles sont planes et étroitement lancéolées à linéaires. Le limbe, surtout vers son sommet, porte des denticulations sur ses marges. Lorsqu'elles sont filiformes, les feuilles sont uninervées et nombreuses dans le verticille; lorsqu'elles sont planes et plus larges, elles sont 3-5-nervées, et corrélativement moins nombreuses dans le verticille (Pl. 1, 3, 4).

#### HÉTÉROPHYLLIE

Chez *H. hottoniiflora* et *H. galiifolia*, l'inflorescence porte des feuilles bractéales courtement triangulaires, opposées, décussées, bien différentes des feuilles végétatives verticillées; cette hétérophyllie a déjà été décrite par ARBER. Il n'y a habituellement pas de passage graduel entre les deux formes de feuilles.

#### DISPOSITION FOLIAIRE

Les tiges portent des verticilles de pièces plus ou moins nombreuses, toutes semblables, linéaires et sessiles, qu'il est commode d'appeler « feuilles verticillées ». Cependant, il s'agit en fait de feuilles opposées et décussées, décomposées en éléments semblables à des feuilles mais qui n'en sont que des composantes.

Cette interprétation n'est pas nouvelle dans la famille puisqu'elle a déjà été donnée pour *Hydrotriche* par HEINE & MICHEL et que chez *Linnophila* on a décrit (A. RAYNAL & D. PHILCOX) le passage graduel des « feuilles » verticillées submergées aux feuilles opposées émergées; au cours de l'émergence, et d'un nœud au suivant, on voit les éléments foliaires se rapprocher, s'unir par la base en feuilles incisées, et enfin reconstituer une unité foliaire à marge à peine dentée. Cette hétérophyllie progressive est normale chez certains *Linnophila* amphibies, mais non chez *Hydrotriche*. Cependant, d'autres observations permettent de mettre en évidence une organisation foliaire de même type, fondamentalement opposée-décussée.

Quelques critères permettant d'interpréter la disposition des feuilles chez *Hydrotriche* :

— Après la germination, les premiers nœuds de la tige portent des feuilles opposées (Pl. 1, 5).

— Les inflorescences émergées, chez les espèces qui en produisent (*H. hottoniflora* et *H. galiifolia*), portent des feuilles bractéales opposées.

— Même muni d'un verticille de pièces foliaires, chaque nœud ne porte que deux bourgeons axillaires opposés (Pl. 6, 1; 9, 2); décussés le long de la tige, ces bourgeons permettent de repérer la zone correspondant à une unité foliaire, quel que soit le nombre d'éléments du verticille qu'on y trouve. Souvent, un seul de ces bourgeons se développe à chaque nœud.

— Il arrive parfois, et sous l'influence probable de conditions écologiques limites pour l'espèce, que certains nœuds portent des feuilles opposées (Pl. 1, 1); d'après RATAJ & HOREMAN, cette tendance au regroupement d'éléments verticillés en feuilles opposées se manifesterait exceptionnellement chez *H. hottoniflora*, dans de médiocres conditions de culture : des feuilles larges, profondément incisées, que l'on peut dire tératologiques pour l'espèce, apparaîtraient alors.

— Dans les verticilles de *H. hottoniflora*, on observe parfois deux intervalles plus larges que les autres, entre les éléments foliaires filiformes; ces deux espaces, déjà décrits par HEINE & MICHEL, sont opposés et à 90° du plan des bourgeons axillaires du verticille; ils séparent deux groupes d'éléments filiformes qui figurent les deux feuilles opposées, morphologiquement décomposées.

Il est intéressant de souligner l'unité d'organisation que présentent les Scrophulariacées aquatiques à ce point de vue; dans des genres aussi différents que *Linnophila*, *Hydrotriche*, *Bacopa* ou *Hemianthus*, on observe (chez quelques-unes de leurs espèces au moins) le même phénomène de décomposition morphologique de feuilles opposées, phénomène que l'on discerne sur des critères différents selon les cas, mais que l'on retrouve fondamentalement constant.

Cependant, au-delà de cette similitude morphologique, on peut distinguer des nuances, et avancer quelques remarques. Parmi ces genres, seul les *Linnophila* montrent une hétérophyllic graduelle, d'ailleurs peu surprenante étant données la souplesse de leur biologie et la gamme d'adaptations qu'ils montrent dans ce domaine. Dans ce genre, la décomposition de la feuille en éléments plus nombreux est directement dépendante de la situation subaquatique du nœud au moment où se développent les feuilles qu'il porte; cette spécialisation morphologique n'est qu'une réponse à la pression écologique que représente la submersion et disparaît avec ce facteur puisqu'à l'émergence correspond l'apparition de feuilles en nombre égal à celui des bourgeons axillaires du nœud, opposées souvent, parfois verticillées par 3 ou 4 (chez certaines espèces de *Linnophila* telles que *L. hippuridoides*).

Chez les *Hydrotriche* par contre, la corrélation entre vie submergée et disposition foliaire verticillée est moins évidente; il semble que dans des conditions d'émergence exceptionnelles, *H. hottoniflora* et *H. galiifolia* montrent une tendance, rarement réalisée, à produire des feuilles opposées comme chez les *Linnophila*, en réponse à une variation écologique. Mais

deux des espèces du genre ne sont pas des aquatiques strictes, bien que leurs « feuilles » soient verticillées; lorsque ces plantes fleurissent, sur une berge humide, elles produisent des verticilles foliaires sans être submergées; ce n'est pas ici un caractère dépendant de la submersion, mais un caractère fixé, lié à l'espèce et non plus conditionné par l'écologie.

Notons enfin que les quelques *Bacopa* qui nous intéressent ici sont strictement à « feuilles » verticillées et biologie submergée; leur intolérance aux variations écologiques empêche de pressentir la nature éco-dépendante ou non de cette disposition foliaire; j'ai vu en effet (chez *B. reflexa*) les verticilles d'éléments foliaires apparaître tant que l'eau subsiste, et les sommets des tiges se nécroser dès la plus brève émergence.

Ces remarques me conduisent donc à attribuer deux significations à un même caractère morphologique. Je propose d'interpréter la disposition foliaire verticillée tantôt comme une réponse à l'écologie, tantôt comme un critère stable, disjoint des conditions de l'environnement. Cela me permet de tenter d'avancer une hypothèse d'interprétation évolutive appliquée à la spéciation dans le genre *Hydrotriche*.

#### ESSAI D'INTERPRÉTATION ÉVOLUTIVE D'APRÈS LA DISPOSITION FOLIAIRE

Les Phanérogames aquatiques, dans leur diversité, semblent montrer un nombre restreint de « directions » de spécialisations biologiques et physiologiques, vers lesquelles convergent des adaptations morphologiques variées; dans le cadre d'une écologie particulièrement dominante, les possibilités adaptatives favorables semblent peu nombreuses, et des plantes sans affinités systématiques immédiates peuvent produire, selon des processus divers, des structures morphologiquement non homologues, mais qui leur donnent des faciès comparables.

Prenons pour exemple l'aspect de feuilles filiformes ou étroitement linéaires, simples ou composées, disposées en verticilles; on le rencontre par exemple chez des Hydrocharitacées, Cératophyllacées, Lythracées, Hippuridacées ou Halorhagacées, aussi bien que chez des Scrophulariacées ou des Lentibulariacées (mais sont-ce des feuilles?) ou même des Pontédériacées (mais si les feuilles d'*Hydrothrix* ont l'air verticillées, elles sont en fait alternes!)... sans parler des bouquets de feuilles des *Najas*, ou de tiges des *Websteria*, ni des folioles ramifiées tridimensionnellement du *Carum* qui miment des verticilles sur le rachis!

Parmi les genres de Scrophulariacées chez lesquels la vie submergée s'accompagne de ce caractère physiologique de feuilles étroites verticillées, nous allons tenter de lui accorder une signification évolutive.

Chez certaines espèces de *Limnophila*, ce caractère est potentiel : il ne s'y réalise que dans des conditions écologiques contraignantes; il semble manquer chez les autres espèces, non hétérophylles. Cette situation peut s'interpréter comme une tendance évolutive, un premier pas vers une spécialisation; la différenciation foliaire, lorsqu'elle existe, est ici normalement réversible, et souvent incomplètement réalisée.

Ce caractère a évolué beaucoup plus profondément ailleurs : il atteint

par exemple chez *Hydrotriche* une spécialisation acquise, stable, suggérant un degré plus poussé dans l'évolution.

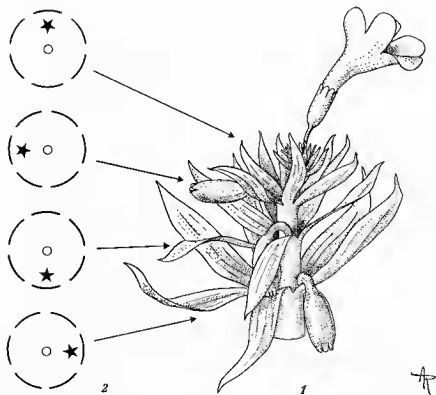
Il semble — ce n'est là qu'une image — que la différenciation des aquatiques ait suivi des voies plus ou moins parallèles et on observe des organisations comparables dans des groupes différents. Prenons comme exemple *Hydrotriche hottoniiflora* et certains *Bacopa* d'Amérique du Sud (comme *B. myrtophylloides*); ils atteignent non seulement au même niveau de haute spécialisation liée à la vie submergée, mais au même faciès; même leurs corolles se ressemblent. On peut également mettre en évidence bien des analogies entre *Limnophila hippuridoides* et *Hydrotriche galiifolia* par exemple. Les groupes cependant restent distincts, et ces similitudes semblent trahir plus une convergence de spécialisations répondant morphologiquement et biologiquement à une même pression écologique, qu'une réelle proximité systématique.

On peut imaginer que ces convergences seraient peut-être des résurgences indépendantes de mêmes caractères, enfouis dans un « fonds » génétique commun à de très larges groupes actuels, et constituant à la fois l'acquis de l'histoire évolutive, et la source potentielle des différenciations futures.

Ces considérations permettent d'aborder, à titre hypothétique, le phénomène de spéciation dans le genre *Hydrotriche*. En ce qui concerne la disposition foliaire, on peut donc considérer que les *Hydrotriche* et les *Bacopa* atteignent à la fois un niveau d'adaptation morphologique supérieur à celui des *Limnophila*, et corrélativement une dépendance plus grande du milieu liquide.

Cependant, deux espèces d'*Hydrotriche* pélophytes sont décrites ici; amphibiés, sûrement jamais aquatiques strictes, *H. mayacoïdes* et *H. bryoïdes* présentent à la fois le caractère morphologique que nous venons d'interpréter comme une spécialisation au milieu aquatique, et une certaine indépendance à l'égard de la biologie aquatique: c'est là une apparente contradiction, qui permet d'une part de mettre en relief l'unité du genre *Hydrotriche* tel qu'il est conçu ici (les organes floraux, par exemple, sont remarquablement homogènes), et d'autre part de permettre l'hypothèse de spéciation dans le genre.

On peut imaginer, dans un premier temps, l'adaptation à l'eau et la spécialisation biologique des *Hydrotriche* aquatiques; dans un second temps, une diversification aurait alors permis au genre de déborder son domaine aquatique, de s'affranchir de l'eau. Les espèces annuelles, sur la berge des mares, ont un mode de vie essentiellement émergé, mais elles auraient conservé des caractères foliaires liés à une biologie submergée. Par leur mode de vie annuel ou leurs fleurs axillaires isolées, *H. mayacoïdes* et *H. bryoïdes* peuvent être considérés comme « en progrès » par rapport aux *Hydrotriche* submergés; mais ils conservent certains caractères qui seraient alors des témoins d'un détour aquatique de leur phylogénie.



Pl. 2. — Anisocladie hélicoïdale chez *Hydrotriche mayacoides* : 1 tige fleurie, les fruits inférieurs sont issus de fleurs cléistogames,  $\times 5$  (Perrier de la Bâthie 13650); 2, diagrammes des nœuds successifs; le petit cercle figure l'axe et l'étoile, la fleur.

### INFLORESCENCES

Les fleurs sont groupées en racèmes dressés chez les deux espèces submergées, et isolées dans les aisselles foliaires chez les deux autres.

La tige d'*H. hottoniiflora* et *H. galiifolia* « court » sous la surface de l'eau, tandis que l'inflorescence se dresse abruptement au-dessus. En l'absence d'une étude ontogénique qui pourrait seule permettre une affirmation, on peut dire que l'inflorescence, chez ces deux espèces, est au moins souvent terminale, un rameau latéral subapical pouvant poursuivre l'allongement de la tige.

L'axe inflorescentiel, souvent nu sur une certaine longueur et presque scapiforme, un peu charnu, porte des bractées courtes et entières, opposées. L'hétérophyllie est ici liée à l'expression de la floraison : les fleurs épanouies sont toujours axillées par des bractées différenciées; par contre, les fleurs



cléistogames, lorsqu'elles existent (chez *H. hottoniiflora*), peuvent apparaître aussi bien à l'aisselle de bractées triangulaires entières que de feuilles filiformes verticillées (Pl. 6, 1).

Chez les petites espèces, il n'y a ni inflorescences différenciées, ni hétérophyllie bractéale. Cependant, il arrive que des fleurs soient groupées sur un rameau latéral court (chez *H. mayacoïdes* par exemple, Pl. 1, 3); il porte, comme la tige principale, des feuilles verticillées, mais plus ou moins inégales dans un même verticille; la pièce qui axille chaque fleur est plus développée que les autres.

#### ESSAI D'INTERPRÉTATION ÉVOLUTIVE

Le groupement des fleurs en inflorescences est souvent considéré comme un caractère moins évolué que leur disposition isolée à l'aisselle des feuilles. On peut peut-être interpréter ces petits rameaux florifères comme des inflorescences vestigiales. Cette suggestion, basée sur l'observation des inflorescences dans le genre *Bacopa* par exemple, mais qui ne repose sur aucune preuve matérielle dans le cas présent, viendrait toutefois étayer l'hypothèse de spéciation proposée à propos de la disposition foliaire : les petites espèces annuelles, par leurs fleurs axillaires isolées, représenteraient un état plus évolué que celui des espèces vivaces à inflorescences différenciées.

#### ANISOCLADIE

Chaque nœud florifère porte une ou deux fleurs; les deux fleurs opposées ne se développent pas en même temps, l'une étant plus précoce que l'autre (Pl. 2). Il y a donc anisocladie.

D'un nœud au suivant le long de la tige, la fleur unique — ou la fleur la plus précoce dans le cas des nœuds biflores — apparaît décalée de 90°; ces fleurs, représentant la position « favorisée », matérialisent une hélice le long de la tige, hélice qui tourne d'un quart de cercle dans chaque entrenœud : la 5<sup>e</sup> fleur est superposée à la première. Il s'agit donc d'une anisocladie hélicoïdale qui semble très comparable à celle décrite par LOISEAU, ou signalée par A. RAYNAL & D. PHILCOX, dans la famille.

Dans une séquence de nœuds biflores, il arrive qu'à la place de l'une des fleurs se développe un rameau axillaire : le nœud porte alors, opposés, une fleur et un rameau. La fleur (Pl. 6, 1, nœud le plus inférieur figuré) occupe la position « favorisée », celle de la fleur la plus précoce; le rameau remplace la seconde fleur du nœud.

#### LA FLEUR ET LE FRUIT

Le genre *Hydrotriche* est remarquablement caractérisé par l'homogénéité de ses structures florales dont le plan d'organisation reste stable, malgré des variations mineures, d'une espèce à l'autre.

## LA FLORAISON

La cléistogamie, non encore décrite dans le genre, est fréquente chez deux des quatre espèces. La floraison cléistogame semble surtout avoir lieu dans l'eau, tandis que la floraison chasmogame est émergée; dans une même séquence de fleurs échelonnées sur des nœuds successifs, il peut y avoir cléistogamie à la base, puis chasmogamie au-dessus (Pl. 6, 1; 9, 1). Dans des conditions écologiques limites pour l'espèce, la floraison chasmogame peut être complètement inhibée; la raison peut en être une inondation persistante de la grève où croît *H. mayacoïdes*, une profondeur d'eau trop grande pour que l'inflorescence d'*H. hottoniflora* puisse émerger, des conditions climatiques défavorables, ou... des conditions de culture médiocres, en particulier quant à l'éclaircissement.

La cléistogamie, qui n'est normalement qu'un complément de la chasmogamie, permet une extension des possibilités de reproduction sexuée, et représente donc un avantage biologique certain pour les espèces qui peuvent ainsi s'affranchir de la biologie florale aérienne; une sexualité, nécessairement autogame dans ce cas, aboutit à produire les graines qui assureront survie et dispersion de l'espèce, ce qui est particulièrement important chez l'annuelle *H. mayacoïdes*, incapable de multiplication végétative, par exemple.

Cependant, la cléistogamie n'est pas normalement la seule expression de la floraison; lorsqu'elle existe elle ne serait qu'une réponse à des contraintes interdisant une floraison optimale; on peut même dire que dans des conditions hydriques et trophiques (y compris le facteur lumière) excellentes pour l'espèce, la cléistogamie resterait une potentialité non exprimée. Elle apparaît comme une floraison « de secours », qui supplée à la chasmogamie défaillante. A ce propos, il est intéressant de rappeler que la chasmogamie, par la possibilité de fécondation croisée, permet seule le fonctionnement génétique le plus favorable à l'évolution dans la descendance.

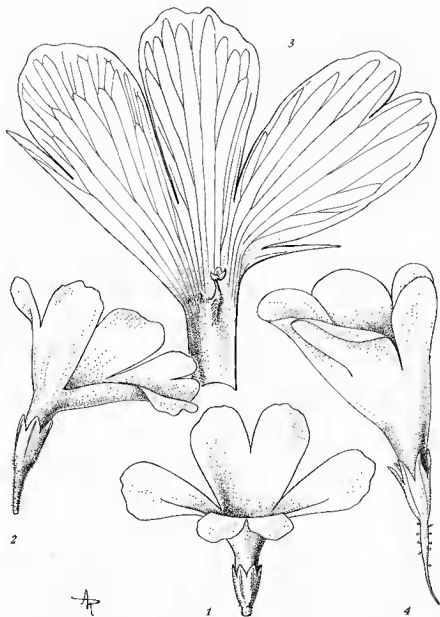
Remarque : chez les espèces cléistogames, une proportion extrêmement faible de fleurs chasmogames fructifie, tandis qu'au contraire chaque fleur cléistogame (ou presque) produit un fruit; du point de vue de la production des graines, l'efficacité des deux modes d'expression de la floraison n'est pas la même. Chez *H. hottoniflora* en particulier, la floraison est surtout aérienne et chasmogame, mais presque tous les fruits que l'on observe sont issus de fleurs cléistogames.

## LA FLEUR CHASMOGAME

Le pédicelle, démuné de bractéoles, filiforme, un peu épaissi sous la fleur, porte des poils capités glanduleux dans sa partie supérieure.

Le calice, 5-mère, régulier, tubuleux sur plus de la moitié de sa longueur, s'accroît au cours de la fructification; ses lobes sont plus ou moins arrondis-obtus selon les espèces.

La corolle, grande et visible, s'évase en entonnoir et étale ses lobes en deux lèvres peu nettes. La lèvre supérieure est plus ou moins profondé-

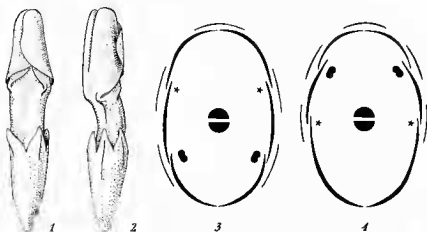


Pl. 3. — La fleur d'*Hydrotriche* : 1 et 2, *H. hottoniiflora*, fleur vue de face et de côté  $\times 3$ ; 3, demi-corolle étalée  $\times 5$  (*Bogner 204*); 4, *H. bryoides*, fleur vue de profil  $\times 5$  (*Perrier de la Bathie 8467*).

ment bilobée; les lobes latéraux, séparés de la lèvre supérieure, comme du lobe médian, par de profonds sinus, ne s'intègrent guère, physionomiquement, à une lèvre plus qu'à l'autre. Le lobe antérieur, médian, est presque aussi large, à lui seul, que la lèvre supérieure entière; arrondi, non émarginé, chez les deux petites espèces annuelles, il est profondément bifide chez *H. hottoniflora* et *H. galiifolia* : il ressemble alors à une lèvre bilobée faisant pendant à la lèvre supérieure qui lui est opposée, et la corolle paraît presque 6-lobée (Pl. 3, 1).

Chez les deux grandes espèces submergées, l'orientation de la corolle n'est pas toujours aisée du fait de cette apparente symétrie entre lèvre supérieure et lobe médian antérieur de la corolle. Par l'étude d'un bouton (Pl. 4), il est cependant possible de distinguer la lèvre inférieure, interne dans la préfloraison, de la lèvre supérieure; on peut alors déterminer la position des deux étamines fertiles, portées dans le tube corollin par la lèvre inférieure, et qui sont donc antérieures par rapport aux staminodes.

Remarque : COOK (p. 522) a figuré, chez *H. hottoniflora*, une fleur et sa dissection, toutes deux inversées : la lèvre supérieure est placée en position inférieure; l'erreur d'orientation semble d'autant plus facile à commettre que la corolle de cette espèce, ainsi représentée à l'envers, ressemble à celle d'un *Dopatrium* dont la lèvre supérieure, représentant pourtant deux lobes, est petite et entière, et dont le lobe médian inférieur, large et bifide, mime une lèvre bilobée; la ressemblance des fleurs inversées s'étend à la position des étamines fertiles, portées chez *Dopatrium* (et contrairement aux *Hydrotriche*) par la lèvre supérieure (Pl. 4, 3, 4).



Pl. 4. — Orientations comparées des fleurs d'*Hydrotriche* et de *Dopatrium* : 1, *H. hottoniflora*, bouton floral vu par la face antérieure  $\times 5$ ; 2, *id.*, vu de profil (Blass s.n.); 3, diagramme floral de *H. hottoniflora*; 4, diagramme floral de *Dopatrium macranthum*. Les étoiles représentent les staminodes.

Les lobes de la corolle sont blancs, rosés, mauves ou jaunes; le tube, jaune intérieurement, forme un œil central auréolé de blanc à la gorge. Tandis que la coloration générale varie beaucoup, et souvent dans la même population, cet œil jaune et blanc semble très constant. Ces teintes pâles et indécises, ainsi que la macule jaune auréolée, se retrouvent chez d'autres Scrophulariacées aquatiques comme certains *Bacopa* (la fleur de *B. reflexa* évoque irrésistiblement celle d'un *Hydrotriche*, mais l'œil jaune et blanc est limité à la lèvre inférieure), des *Linnophila* (dont certaines espèces portent l'œil jaune à la lèvre supérieure), ou encore des *Dopatrium*.

L'androcée des *Hydrotriche* comprend deux étamines fertiles, incluses dans le tube, antérieures, et deux très petits staminodes latéro-postérieurs; l'étamine médiane supérieure manque totalement.

Les filets staminaux, épaissis à la base, sont décurrents sur le tube corollin; cet épaississement porte des poils réfléchis plus ou moins mêlés de poils capités glanduleux. Les deux filets, arqués et tordus, amènent les anthères en position inversée, au contact l'une de l'autre; mais elles ne sont pas cohérentes ensemble. Le connectif, élargi, capité, porte les deux loges subégales; celles-ci ovoïdes, divergentes à la base, demeurent distinctes même après la déhiscence (elles ne sont pas confluentes); chaque loge porte à sa base une touffe de poils qui se trouve, par l'arcure du filet, tournée vers le haut (Pl. 9, 5; 6, 3-4).

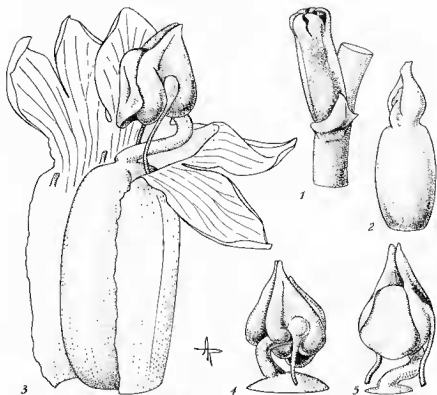
Le gynécée : l'ovaire, petit, se prolonge en un style grêle qui amène l'appareil stigmatique immédiatement sous les anthères. Le stigmate, aplati-tabulaire, porte quatre appendices obtus qui lui donnent une forme grossièrement losangique, presque cruciforme vu de dessus (Pl. 6, 6). Ces appendices sont un peu décurrents sur la partie supérieure du style; sur la face antérieure, l'une de ces décurrences forme un contrefort qui se trouve, en position naturelle, engagé et maintenu entre les épaississements basaux des filets staminaux (Pl. 6, 2).

#### LA FLEUR CLÉISTOGAME

Les fleurs cléistogames se présentent comme de petits boutons sessiles; elles ont cependant la même organisation que les fleurs chasmogames, mais toutes leurs parties sont plus petites et simplifiées. La corolle, close hermétiquement, définit un espace intrafloral très restreint où s'effectue la fécondation, lors d'une anthèse sans épanouissement; les organes sexuels y sont alors à l'abri de l'eau, même si la fleur est submergée (Pl. 5, 1, 2).

Le calice est à peine plus petit que celui des fleurs chasmogames; seuls ses lobes sont sensiblement plus courts.

La corolle, comparée à celle d'une fleur chasmogame, est au contraire très réduite; elle a une forme générale en 8, et reste incluse dans le calice; le tube, relativement grand et ovoïde, contient l'ovaire; la gorge, fortement étranglée, porte un renflement longitudinal qui marque le trajet du style (Pl. 5, 2); au-dessus, un élargissement tronconique dissymétrique, formé



Pl. 5. — Fleur cléistogame de *Hydrotriche hottoniiflora*: 1, fleur  $\times 10$ ; 2, corolle  $\times 20$ ; 3, corolle ouverte montrant le gynécée et l'androécie  $\times 40$ ; 4 et 5, anthères couvrant le stigmate, vues de profil et par la face postérieure  $\times 40$ . (Perrier de la Bâthie 8428).

par les lobes corollins dressés, étroitement appliqués, contient les anthères et le stigmate. Les 5 lobes sont à peu près égaux, seul le sinus médian de la lèvre supérieure est plus court que les autres; le lobe médian inférieur n'est ni élargi ni bifide comme il l'est, chez *H. hottoniiflora*, dans la fleur épanouie. Le tube est glabre intérieurement, même près de l'insertion des étamines.

Étamines et staminodes sont insérés juste sous l'étranglement de la corolle. Les filets staminaux, grêles et glabres, ne sont pas contournés; les anthères se dressent en position normale (Pl. 5, 3-5). Les loges de l'anthère sont unies jusqu'au sommet en un organe charnu, triangulaire, cordé à la base, auquel participe certainement le connectif peu distinct; elles ne portent pas de touffes de poils à la base. Morphologiquement, les étamines sont beaucoup moins différenciées que celles des fleurs chasmogames.

L'ovaire occupe la plus grande partie du volume floral; le style, abrupt-

tement coudé à 90°, rabat le stigmate vers l'arrière de la fleur. Le stigmate, élargi, épais, subquadrangulaire, est engagé entre les étamines : ses deux bords antérieurs sont coincés entre les loges des anthères. L'ensemble anthères-stigmate est cohérent : il est difficile de séparer les organes à la dissection; il semble que la partie médiane de chaque anthère adhère à l'angle antérieur (en position supérieure du fait de la courbure du style) du stigmate, et on peut même déchirer localement les épidermes en contact quand on dégage le stigmate des anthères qui le coiffent (Pl. 10, 3-4).

#### LE FRUIT

Le fruit issu d'une fleur chasmogame (Pl. 7, 1) se signale par son long pédicelle, par les grands lobes du calice qui l'entoure, par le style allongé qui le surmonte, et... par sa rareté.

Quel que soit le mode de floraison, le pédicelle se courbe à la base dès le début de la fructification : la maturation se fait en position pendante. La capsule mûre demeure incluse dans le tube calicinal qui s'accroît sensiblement après l'anthèse.

Lorsqu'elle est aérienne, la capsule s'ouvre en deux valves loculicides; si au contraire, elle mûrit submergée, qu'elle soit issue d'une fleur cléistogame ou non, il n'y a pas de déhiscence à proprement parler : ses parois se détruisent dans l'eau, et les deux placentas, portant encore des graines, subsistent un moment (Pl. 7, 6).

Les graines sont allongées, irrégulièrement fusiformes, plus ou moins aplaties selon les faces de contact avec les graines voisines dans le fruit; la surface du test est réticulée (Pl. 7, 3; 10, 6).

#### TAXONOMIE

La grande homogénéité structurale du genre *Hydrotriche*, mise en évidence dans la description ci-dessus, trouve un double corollaire, d'une part dans la notion d'unité naturelle qui s'en dégage, et d'autre part dans la distinction des espèces qui la composent, espèces exprimant des variations à l'intérieur de thèmes morphologiques stricts.

Le rang spécifique est ici attribué à quatre des taxons constituant le genre; le cinquième n'est qu'une variété liée à la couleur de la fleur.

Certains de ces taxons avaient reçu de BONATI (1927) un nom variétal, dans l'espèce *H. hottoniflora*; lors de leur création, ces variétés n'ont été ni différenciées, ni caractérisées par BONATI, qui s'est essentiellement contenté de copier *in extenso* les notes figurant sur les étiquettes des échantillons d'herbier, celles de PERRIER DE LA BÂTHIE en particulier.

C'est pourquoi, ayant distingué des taxons et ayant décidé de leur rang, il m'a semblé préférable de créer des noms spécifiques nouveaux, accompagnés de descriptions latines, plutôt que de changer le statut de taxons initialement décrits de façon douteuse.

**HYDROTRICHE** Zuccarini

Abhandl. Akad. Wissensch. München 1 : 308 (1832).

ESPÈCE-TYPE : *H. hottoniiflora* Zuccarini.

CLÉ DES ESPÈCES ET VARIÉTÉS

1. Tiges submergées, longues de plusieurs dm; plantes hétérophylles : feuilles des rameaux submergés verticillées, filiformes ou lancéolées, feuilles bractéales opposées, courtement triangulaires; fleurs longues de (12-) 15 (-23) mm; lobe médian antérieur de la corolle incisé-bifide; plantes vivaces.
2. Feuilles verticillées filiformes, subcylindriques, nombreuses à chaque nœud; parfois des fleurs cléistogames subsessiles à la base des inflorescences ou sur les rameaux submergés ..... *H. hottoniiflora*
3. Fleurs mauves, rosées ou presque blanches, à gorge marquée d'un œil jaune aurolé de blanc ..... var. *hottoniiflora*
- 3'. Fleurs jaunes à gorge marquée d'un œil jaune d'or ..... var. *flava*
- 2'. Feuilles verticillées planes, 3-nervées, lancéolées, au nombre de (2-) 8 (-12) par nœud; pas de fleurs cléistogames connues ..... *H. galitfolia*
- 1'. Tiges hautes de quelques cm; feuilles toutes semblables, verticillées; fleurs ne dépassant pas 12 mm de longueur; lobe médian antérieur de la corolle entier, arrondi; plantes amphibies, annuelles.
4. Tige simple, dressée; feuilles 3-nervées, lancéolées; fleurs longues de 5-6 mm, portées par des pédicelles plus courts que les feuilles axillantes; souvent des fleurs cléistogames ..... *H. mayacoides*
- 4'. Tiges décombantes, rameuses; feuilles presque filiformes, uninervées; fleurs longues de 8-12 mm, portées par des pédicelles capillaires plus longs que les feuilles axillantes; pas de fleurs cléistogames connues ..... *H. bryoides*

**Hydrotriche hottoniiflora** Zuccarini

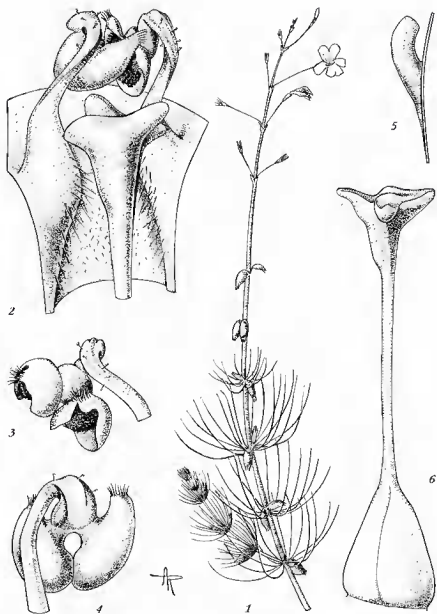
Abhandl. Akad. Wissensch. München 1 : 309 (1832).

TYPE : *Bojer s.n.*, Madagascar (holo-, M).

Grande herbe aquatique dont l'inflorescence seule émerge; vivace, elle peut éventuellement se comporter en annuelle dans les mares temporaires. Tige cylindrique, lisse, charnue-aqueuse, épaisse de 2-3 (-4) mm, dénudée à sa partie inférieure lorsqu'elle atteint une grande longueur; la longueur des entrenœuds est très variable. Les feuilles submergées sont verticillées, filiformes, subcylindriques, épaisses de 0,5 mm, atténuées-aiguës au sommet, et uninervées; elles atteignent 5 cm de longueur, et portent quelques petites denticulations vers l'apex. Chaque verticille compte de 10 à plus de 20 éléments foliaires.

*Inflorescence* en racème dressé, émergé, haut de 5-25 cm, à feuilles bractéales très différentes des feuilles submergées : elles sont opposées, décussées, petites (2-3 mm de hauteur), largement triangulaires, arrondies au sommet, embrassantes à la base. La tige inflorescentielle est nue ou presque





Pl. 6. — *Hydrotriche hottoniiflora* : 1, rameau florifère portant des fleurs cléistogames à la base et chasmogames au sommet  $\times 1$  (Baron 925); 2, étamines fertiles et stigmate  $\times 30$ ; 3 et 4, Anthère vue de dessus et de dos  $\times 30$ ; 5, staminode  $\times 30$ ; 6, pistil  $\times 20$ . (Bogner 204).

sous l'inflorescence : elle peut porter, au-dessus du premier entrenœud très allongé, une ou quelques paires de feuilles bractéales non florifères. Les nœuds florifères portent chacun 1 ou 2 fleurs; la disposition des fleurs le long de l'axe permet de dire qu'il y a anisocladie hélicoïdale. Fleurs chasmogames et cléistogames peuvent coexister; les fleurs cléistogames ne sont pas nécessairement axillées par des feuilles bractéales réduites et opposées; lorsqu'elles sont insérées sur des nœuds à feuilles filiformes verticillées, il n'y a jamais qu'une ou deux fleurs par nœud.

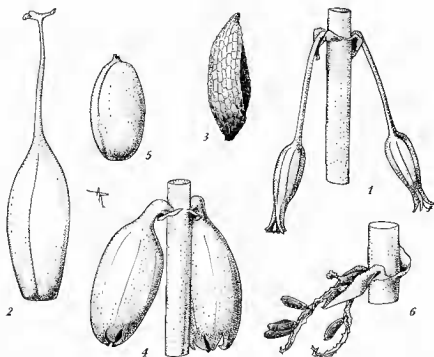
*La fleur chasmogame* est portée par un pédicelle capillaire long de 5-20 mm, épaissi au sommet, à poils capités glanduleux épars. Calice haut de 3-3,5 mm, à dents triangulaires obtuses, égales au tiers de sa hauteur. Corolle haute de 13-22 mm; le tube, veiné de vert, étroitement cylindrique sur les 6-8 mm inférieurs, s'évase largement au-dessus; les lobes s'évalent en roue pendant la brève période de l'anthèse; lèvre supérieure 2-lobée; lèvre inférieure d'aspect 4-lobé, comprenant les 2 lobes latéraux et le lobe médian, bifide et élargi. Anthères et stigmate se situent au sommet de la partie étroite du tube corollin. Anthère large de 1-1,2 mm, portée par un filet contourné haut de 1,4-1,6 mm; petits staminodes postérieurs présents. Pistil haut de 5-7 mm; ovaire ovoïde conique, haut de 1,5 mm; stigmate 4-lobé.

*La fleur cléistogame* est subsessile, mais un pédicelle long de 1-3 mm, glabre et tôt réfléchi, se développe dès le début de la maturation du fruit. Le calice, long de 3 mm, contient la corolle close. Corolle étranglée; la partie inférieure ovoïde, haute de 1,4-1,6 mm, tubuleuse, contient l'ovaire; la partie supérieure, ovoïde-aiguë, haute de 0,6-0,8 mm, formée par les 5 lobes subégaux, tous entiers, rabattus en capuchon, contient les étamines et le stigmate; à la face antérieure, un bourrelet longitudinal marque le trajet du style. Étamines à filets dressés, hauts de 0,6 mm; anthères dressées, cordiformes, aiguës au sommet, hautes de 0,7 mm, à loges subparallèles; elles adhèrent par leur sommet au lobe antérieur du stigmate. Staminodes présents. Ovaire ovoïde, haut de 1,5 mm, surmonté du style abruptement coudé; stigmate à lobes peu nets, écrasés-rabattus.

*Le fruit* mûrit toujours en position pendante; même lorsqu'il est issu d'une fleur chasmogame, sa maturation peut être subaquatique. La capsule est entourée du calice accrescent qui atteint 7-8 mm (fleurs chasmogames) ou 4-5 mm (fleurs cléistogames); ovoïde, à parois papyracées, elle est surmontée du style desséché. A maturité, la paroi des capsules submergées se détruit, et les placentas séminifères peuvent subsister. Les graines semblent toutes semblables, quel que soit le type de fleur dont le fruit est issu; elles sont irrégulièrement fusiformes, un peu anguleuses, fauves, longues de 0,6-0,8 mm, à surface réticulée. — (Pl. 1, 2; 3, 1-3; 4, 1-3; 5, 6, 7).

var. **hottoniflora**

Corolle mauve ou rose plus ou moins vif, parfois même blanche ou presque; gorge marquée d'une tache jaune auréolée de blanc.



Pl. 7. — *Hydrotriche hottoniflora*, fruits issus de fleurs chasmogames : 1, fruits  $\times 3$ ; 2, capsule  $\times 10$ ; 3, graine  $\times 50$  (Bogner 285). — Fruits issus de fleurs cléistogames : 4, fruits  $\times 10$ ; 5, capsule  $\times 10$ ; 6, capsule après décomposition dans l'eau  $\times 10$  (Perrier de la Bâthie 8428).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MADAGASCAR : *Afzelius s.n.*, Amparihingidro (Majunga), 4.4.1912; *d'Allezette 93*, Nanisana, mai 1905; *Baron 536*, Central Madagascar; 925, s.l. (à fleurs cléistogames); 3296, s.l. (à fleurs cléistogames); 3298, s.l.; 3300, Central Madagascar; 4262, *ibid.*; *Benoist 1129*, Périnet, 3.9.1951; *Bernard 95-820*, Tananarive, juin 1895; *Blass s.n.*, s.l.; *Bogner 204*, Périnet; 277, entre Ambilobé et le massif de l'Ankarana, 16.2.1969; 285, Périnet, 7.3.1969; *Bojer s.n.*, s.l. (type); *Bosser 20142*, presqu'île d'Ampasindava (NW), avril 1970; *Bouton s.n.*, Bomata Bay, 1857; *Catat 179*, Tananarive, 18.4.1889; *Cremers 2021*, petite mare temporaire sur cuirasse, km 110 de la route de Majunga, 24.3.1972; *Decary s.n.*, Alasora, 1.4.1917; *s.n.*, Ambohimanga, 27.3.1921 (à fleurs cléistogames); 6753, Ambohipo, environs de Tananarive, 26.8.1928; 8055, Cap St André, 13.6.1930; 13317, environs de Tananarive, 20.3.1938; 15391, NE de Majunga, 12.6.1940; 15394, NE de Majunga, 12.6.1940; *coll. Decary? 88*, Ambohimanga (Tananarive), avril 1921 (à fleurs cléistogames); *Hildebrandt 3419*, Marovoay, mai 1880; 4045, Imerina, janv. 1881 (à fleurs cléistogames); 4072, pr. Tananarivo, oct. 1880 (à fleurs cléistogames); 4074, pr. Tananarivo, oct. 1880; *Le Myre de Villers s.n.*, marais de l'Ikopa fév. 1889; *Lyall 219*, s.l.; *Mabberley 835*, de Périnet à Anevoka, 31.3.1971; *Parker s.n.*, Central Madagascar; *Perrier de la Bâthie 1520*, source dans le bois de Namoroka, fév. 1903; 8428, environs d'Antsirabé, avr. 1912 (à fleurs cléistogames); 8431, Marovavy (Boina), fév. 1910; 12909, environs de Majunga, lac sur calcaire éocène, nov. 1919; *Rakotovo RN 6149*, district de Soalala, 28.3.1954; *Randriamiera RN 6388*, district de Soalala, 4.5.1954; *Waterlot s.n.*, Tananarive, mai 1915; 142, Ambohidratrimo, mai 1921.

var. *flava* Bonati

Bull. Soc. bot. Fr. 74 : 88 (1927).

LECTOTYPE : *Decary s.n.*, Madagascar, Ambatolampy, marais, 28.5.1917, P.

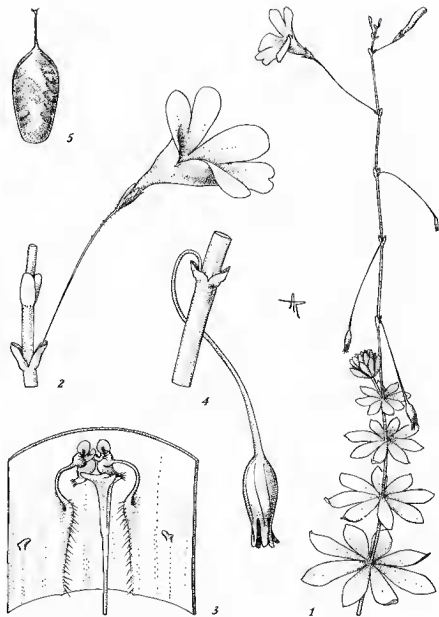
Cette variété ne diffère de la variété typique que par sa corolle uniformément jaune; les autres caractères invoqués par BONATI, longueur des pédicelles et taille de la corolle, ne sont pas distinctifs : certains échantillons de la var. *hottoniiflora* présentent des pédicelles aussi longs et des fleurs aussi grandes.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MADAGASCAR : *Decary s.n.* (type); *Le Myre de Villers s.n.*, lac d'Ambohipo, Emyrae, fév. 1889; *Perrier de la Bâthie 8429*, environs de Tananarive, août 1912, croît en mélange avec la variété à fleurs roses.

Un seul caractère permet de distinguer les deux variétés d'*H. hottoniiflora* ; chez l'une, le tube de la corolle seul est jaune; à la gorge, une auréole blanche sépare cette coloration jaune de celle, variable, des lobes; chez l'autre variété, cette couleur jaune s'étend uniformément sur la corolle entière. Les deux variétés peuvent coexister dans la même station; elles sont non seulement sympatriques, mais elles ont la même écologie et la même phénologie. Dans un tel cas, le statut variétal convient bien à la position de ces taxons, génétiquement distincts, mais très peu différents; il serait intéressant de connaître leur comportement génétique en cas d'hybridation.

Les exigences écologiques d'*H. hottoniiflora* semblent assez peu strictes; elle habite les eaux dormantes, permanentes ou non, les marais, mares, étangs, rizières, mais aussi les eaux courantes, canaux, ruisseaux et sources d'eau vive. Elle tolère des eaux chimiquement diverses, puisqu'on la trouve dans des eaux calcaires aussi bien que dans des eaux peu minéralisées, sur latérite ou sur « tourbe ». On la trouve de même à des altitudes très variées, du niveau de la mer ou presque, jusqu'à 1500 m environ; on doit cependant remarquer que l'échantillon *Perrier de la Bâthie 8428*, provenant d'un biotope tourbeux à 1500 m d'altitude, montre une remarquable floraison cléistogame, pratiquement sans fleurs épanouies; ce phénomène, rappelons-le, indique souvent des conditions écologiques à la limite des possibilités d'adaptation de l'espèce. Mais dans le cas présent, en admettant que l'expression de la floraison soit sous la dépendance de l'écologie, le facteur limitant la chasmogamie, au profit de la cléistogamie, n'est pas connu.

Les échantillons à fleurs cléistogames ne semblent pas avoir été récoltés hors de la saison optimale de floraison de l'espèce : la cléistogamie, ici, ne correspond donc pas à une floraison à contre-saison. Tous les échantillons, quel que soit leur mode de floraison, ont été récoltés entre janvier et novembre; la saison de récolte maximale, donc probablement celle où la floraison est la plus abondante, semble limitée de février à juin; elle se situerait à la fin de la période des fortes pluies.



Pl. 8. — *Hydrotriche galiifolia* : 1, vue générale  $\times 1$ ; 2, fleur  $\times 2$ ; 3, androcée et stigmaté dans le tube corollin  $\times 10$ ; 4, calice fructifère  $\times 3$ ; 5, capsule  $\times 5$ . (1 et 3, Service Forestier 11; 2, Guillaumet 2242; 4 et 5, Rakotavao RN 4571).

**Hydrotriche galiifolia** A. Reynal-Roques, *sp. nov.*

— *H. hottoniflora* ZUCCARINI var. *latifolia* BONATI, Bull. Soc. bot. Fr. 74 : 88 (1927).

*Affinis H. hottonifloræ* Zucc., *foliis submersis plantis lanceolatis trinerviis satis distincta.*

*Herba caulis longe submersis, heterophylla; folia submersa verticillata plana lanceolata trinervia, emersa opposita decussata florifera brevis triangularia. Inflorescentia gracilis 8-15 cm alta. Flos 12-20 mm longus; corollæ tubus tertiam parte inferiore cylindricus, supra expansus; labium anticum lobo mediano lato profunde emarginato.*

TYPE : *Perrier de la Bâthie 8430*, Madagascar, près d'Ambatobe (Mahavavy du Nord), août 1913 (holo-, P).

Herbe aquatique, submergée, très probablement vivace; tige charnue-aqueuse atteignant 3-4 mm de diamètre, fragile, à entrenœuds de longueur très variable (4-35 mm). Feuilles verticillées par 3-12 ou rarement opposées, finement membraneuses, sessiles, étroitement lancéolées à presque ovales, d'autant plus étroites qu'elles sont nombreuses dans le verticille, longues de 5-30 mm, larges de 2-10 mm; parfois des feuilles de formes différentes dans un même verticille; l'apex est aigu, mucroné, et les marges portent des denticulations éparses.

L'inflorescence est un racème dressé au-dessus de l'eau, portant sans transition de très courtes feuilles bractéales opposées, embrassantes; à la base du racème, il y a souvent un entrenœud plus long que les autres, suivi de quelques nœuds à feuilles opposées réduites mais non florifères, qui donnent à l'axe inflorescentiel une physionomie scapiforme. Chaque nœud florifère porte parfois deux fleurs, mais souvent une seule; il y a anisocladié hélicoïdale. Les pédicelles floraux, capillaires, longs de 1-2 cm, épaissis au sommet, portent de courts poils capités glanduleux, épars. La fleur: le calice, long de 2-3 mm à l'anthèse, est accrescent ensuite; ses lobes obtus représentent environ 1/3 de sa longueur. La corolle, mauve à gorge blanche marquée de jaune, étroitement tubuleuse dans son tiers inférieur, s'évase au-dessus et étale largement ses lobes longs de 4-7 mm; le lobe médian antérieur, émarginé-bifide, est à lui seul aussi large que la lèvre supérieure bilobée. Les anthères, situées à environ mi-hauteur de la corolle, larges de 1-1,5 mm, sont portées par des filets longs de 1,5-2 mm; les petits staminodes postérieurs, sont parfois élargis au sommet. Le pistil est haut de 7-10 mm; l'ovaire, ovoïde, n'excède guère 1 mm; style épaissi au sommet, stigmaté 4-lobé.

Les fruits sont rares; le pédicelle fructifère, défléchi, porte le calice accrescent qui atteint une longueur de 8 mm et contient la capsule. Celle-ci, longue de 4-5 mm, ovoïde, est surmontée par le style desséché, long de 2 mm. Graines nombreuses, ovoïdes, longues de 0,8-1 mm, à surface réticulée. — (Pl. 1, 1; 8).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MADAGASCAR : *Decary 15749*, Namoroka, Réserve n° 8, distr. de Soalala, 15.9.1940; *Guillaumet 2242*, Réserve de Namoroka, ruisseau à Vilanandro, 11.10.1968; *Morat 839*, Réserve n° 8, Baibofo, oct. 1964; *Perrier de la Bâthie 1520 bis*, ruisseau et source calcaires de Namoroka (Ambongo), eau très séléniteuse, juin 1903;



Pl. 9. — *Hydrotriche mayacoides* : 1, plante entière  $\times 1$ ; 2, sommité fleurie  $\times 5$ ; 3, fleur chasmogame  $\times 10$ ; 4, corolle fendue sur un côté, montrant l'androcée et le pistil  $\times 10$ ; 5, étamines  $\times 50$ ; 6, pistil  $\times 30$ . (Perrier de la Bâthie 13650).

8430 (type); Rakotovo RN 4571, canton d'Andranomavo, district de Soalala, 29.9.1952; Service Forestier 11, Tsingy de Namoroka, Réserve n° 8; Thérézien 120, Réserve Naturelle n° 8, ruisseau d'Ambotofolaka, à 5 km au N de Vilanandro, distr. de Soalala, 12.10.1963.

*H. galiifolia* occupe une aire très restreinte à l'intérieur de laquelle elle ne semble pas rare, eu égard au nombre d'échantillons récoltés. Peut-être serait-elle liée à des eaux plus ou moins chargées en sels minéraux, comme l'attestent d'une part les notes des collecteurs, et d'autre part les incrustations minérales qui couvrent les feuilles de certains échantillons. La répartition géographique limitée serait alors le corollaire d'une écologie liée à des conditions géologiques particulières. Si la plante est réellement adaptée à des eaux fortement minéralisées, elle subit un milieu dont le chimisme est d'autant plus contraignant qu'il s'agit de plantes submergées; ce serait là une spécialisation biologique intéressante.

La floraison de l'espèce est certainement saisonnière; tous les échantillons cités ont été récoltés entre juin et octobre, en saison sèche, lorsque les eaux sont basses.

#### **Hydrotriche mayacoïdes A. Raynal-Roques, sp. nov.**

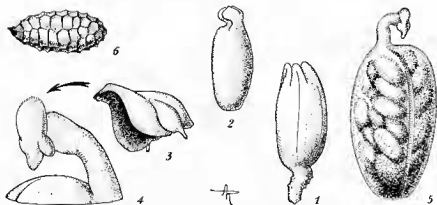
*Herba amphibia pumila erecta 2-8 cm alta homophylla, caule simplici dense foliato, foliis verticillatis linearibus vel lineari-lanceolatis acutis trinerviis. Flores axillari singuli, pedicello erecto, ad flores chasmogamos breviores vel aequilongos quam folium axillares, ad flores cleistogamos brevissimo, max reflexo. Flos chasmogamus 5-6 mm longus, corolla anguste tubulosa, tantum tertia parte superiore expansa. Stamina 2, staminodia 2. Flos cleistogamus 2-3 mm longus, staminodiis destitutus. Capsula floris cleistogami 2 mm alta ovoidea, seminibus numerosis ovoideis 0,6 mm longis.*

TYPE : Perrier de la Bâthie 13650, Madagascar, Massif de l'Andringitra, mare, 1600 m, avril 1921 (holo-, iso-, P).

Petite plante annuelle dont la tige, normalement simple, rapidement dénudée à la base, porte des feuilles en verticilles rapprochés. Feuilles au nombre de 5-8 par verticille, planes, sessiles, entières, longues de 6-11 mm, larges de 0,8-2 mm, portant quelques denticulations sur leurs marges. Chaque nœud florifère porte, outre son verticille de feuilles, deux fleurs opposées, ou une seule; il y a anisocladie hélicoïdale.

Des fleurs chasmogames et cléistogames coexistent (dans l'unique échantillon connu). La fleur chasmogame, petite, dressée, est portée par un pédicelle relativement court et épais, renflé au sommet, semé de poils capités glanduleux; le calice, long de 2 mm, tubuleux sur ses 2/3 inférieurs, se termine en 5 lobes obtus; la corolle forme un tube étroit sur les 2/3 de sa hauteur, et se termine en 5 petits lobes arrondis, longs de 1,5 mm environ; les 3 lobes de la lèvre antérieure, subégaux, sont un peu plus larges que ceux de la lèvre supérieure; l'androcée se situe vers le milieu de la corolle; anthères larges de 0,7-0,8 mm. Pistil haut de 2,5-3 mm; ovaire ovoïde haut de 0,6-0,8 mm, atténué en style terminé par un large stigmaté lobé. La fleur cléistogame reste encluse dans le calice; corolle complète, mais de taille réduite; étamines à filets courts (0,3 mm y compris le connectif), anthères





Pl. 10. — *Hydrotriche mayacoides*, fleurs cléistogames et fruits qui en sont issus : 1, calice contenant un jeune fruit  $\times 10$ ; 2, corolle contenant un jeune fruit  $\times 10$ ; 3, les deux anthères en capuchon, détachées du stigmate qu'elles coiffent  $\times 40$ ; 4, style et stigmate débarrassés du capuchon des anthères  $\times 40$ ; 5, capsule  $\times 20$ ; 6, graine  $\times 40$  (Perrier de la Bâthie 13650).

à loges longues de 0,6 mm, peu divergentes à la base, coiffant le stigmate auquel elles adhèrent par leur sommet. Staminodes nuls. L'ovaire ovoïde, dissymétrique, est plus gros que celui d'une fleur chasmogame; il est surmonté du style court, courbé; stigmate à lobes petits et comprimés.

Les fruits issus de fleurs cléistogames sont nombreux, tandis que ceux issus de fleurs chasmogames ne sont pas connus avec certitude. La capsule translucide, incluse dans le calice, contient de nombreuses graines ovoïdes, de couleur fauve, longues de 0,6-0,7 mm, larges de 0,3 mm, à surface ornée d'un réseau sombre en relief. — (Pl. 1, 3, 4; 2; 9; 10).

Le seul échantillon qui me soit actuellement connu provient des berges d'une mare à 1600 m d'altitude, et il est peu probable que la plante existe ailleurs que sur les hauts plateaux. Il faut espérer que de nouvelles récoltes de cette intéressante et rare petite espèce permettront de mieux connaître son écologie et sa biologie.

#### *Hydrotriche bryoides* A. Raynal-Roques, *sp. nov.*

— *H. hottoniflora* ZUCCARINI var. *terrestris* BONATI, Bull. Soc. bot. Fr. 74 : 88 (1927), *nomen subnudum*.

Affinis *H. mayacoidis* A. Rayn., *caulibus ramosis repentibus, foliis angustioribus, floribus duplo majoribus longe pedicellatis distincta*.

*Herba pumila prostrata, 2-5 cm longa, dense foliata, homophylla, foliis verticillatis angustissime linearibus acutis. Flores singuli axillares, pedicello capillari, folio axillanti longiore. Corolla 8-12 mm longa, labio antico lobo mediano integro rotundato.*

TYPE : Perrier de la Bâthie 8467, Madagascar, environs d'Antsirabé, 1500 m d'altitude; pourtour d'un étang dans lequel la forme normale immergée n'existe pas; sur la tourbe humide, avril 1912 (holo-, P).

Très petite plante annuelle à tige plus ou moins rameuse, longue de 2-5 cm, traînante, radicante à sa partie inférieure seulement, épaisse-aqueuse, large de 1-2 mm à sa base, atténuée vers le sommet. Feuilles verticillées par 6 à plus de 15, sauf aux nœuds qui suivent les cotylédons, où elles sont opposées; plus longues que les entrenœuds, elles sont sessiles, entières, charnues, 1-nervées, finement denticulées près du sommet, longues de 2-5 mm, larges de 0,2-0,5 mm.

Fleurs axillaires, en général une seule par nœud : il y a anisocladié hélicoïdale. Pédicelle floral long de 3-10 mm, filiforme, épaissi au sommet, portant quelques poils capités glanduleux. Le calice, long de 2-2,5 mm, étroitement évasé, tubuleux sur au moins les 2/3 de sa hauteur, se termine par 5 lobes obtus. La corolle, mauve à gorge jaune, s'évase largement dès le sommet du calice, et étale ses 5 lobes subégaux arrondis; la lèvre supérieure est formée de 2 lobes un peu plus petits que les autres; le lobe médian-antérieur, un peu plus large que les latéraux-antérieurs, est largement arrondi, non émarginé. Anthères et stigmat se situent vers le milieu de la hauteur de la corolle; les filets staminaux, arqués, courts (0,8 mm) portent des anthères larges de 1-1,3 mm, à loges divergentes. Pistil haut de 4-5 mm; ovaire ovoïde, haut de 2-2,5 mm, prolongé en style élargi sous le stigmat lobé. Le fruit n'a pas été observé. — (Pl. 1, 5; 3, 4; 11).

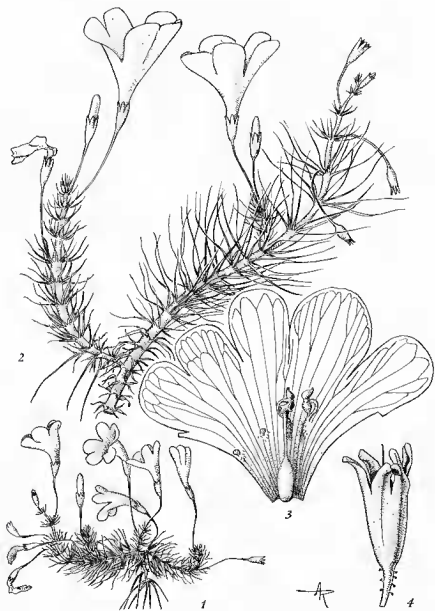
MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MADAGASCAR : Decary 587, Vohitsara, 26.7.1921; Perrier de la Bâthie 8467 (type).

Il semble que PERRIER DE LA BÂTHIE, trompé par l'homogénéité des fleurs dans le genre, ait cru trouver une forme saisonnière émergée d'*H. hottoniflora*, bien qu'il ait noté que « dans l'étang, la forme ordinaire immergée n'existait pas »; il est probable que BONATI, lorsqu'il voulut créer une var. *terrestris* de cette espèce, partageait pleinement le sentiment de PERRIER puisqu'il ne donna pour description que la copie de l'étiquette du collecteur. On peut donc supposer que BONATI considérait cette variété comme une réponse phénotypique à une variation écologique et non comme un taxon génétiquement différencié, ce qui expliquerait qu'il ait négligé d'en donner une description à proprement parler.

Espèce rare et probablement localisée, *H. bryoides* serait liée à des mares à berges tourbeuses, à des altitudes assez élevées; cette supposition est basée sur la seule récolte de PERRIER — l'échantillon Decary 587 est d'une grande pauvreté en matériel et en informations — et il serait utile que d'autres documents viennent s'ajouter à ceux-ci.

## CONCLUSION

Les descriptions du genre *Hydrotriche* et des espèces qui le composent permettent de mettre en évidence la variation intragénérique de certains caractères, qui prennent des valeurs différentes selon les espèces. Cette



Pl. 11. — *Hydrotriche bryoides* : 1, vue générale  $\times 1$  ; 2, sommité fleurie  $\times 3$  ; 3, corolle ouverte sur un côté  $\times 5$  ; 4, calice contenant un jeune fruit  $\times 10$ . (Perrier de la Bathie 8467).

variation peut, à titre d'hypothèse, être interprétée parfois comme une spécialisation : on considèrera alors que telle valeur d'un caractère correspond à une adaptation plus poussée que telle autre. Cette hypothèse de travail débouche sur une approche analytique de la notion d'évolution, approche basée sur une interprétation subjective des variations morphologiques et biologiques observées d'une espèce à l'autre. Elle permet de proposer, à titre d'hypothèse de second ordre, une possible voie de spéciation dans le genre.

Dans la tribu des *Gratiolæ*, où se range le genre *Hydrotriche*, les feuilles sont très généralement opposées. Cependant, la disposition foliaire verticillée, fréquemment observée chez les plantes aquatiques, est fonctionnellement et physiologiquement réalisée chez les *Hydrotriche*, bien que les entités foliaires restent au nombre de deux par nœud. La spécialisation a ici franchi l'étape de la transformation biomorphologique, mais non celle de l'acquisition organique. Cependant, chez les deux petites espèces annuelles, les éléments foliaires sont tous verticillés, indépendamment de la submersion; seuls les bourgeons axillaires sont opposés. On peut interpréter cette stabilisation de la disposition verticillée comme un progrès dans la spécialisation morphologique bien qu'elle apparaisse chez des espèces biologiquement affranchies du milieu aquatique.

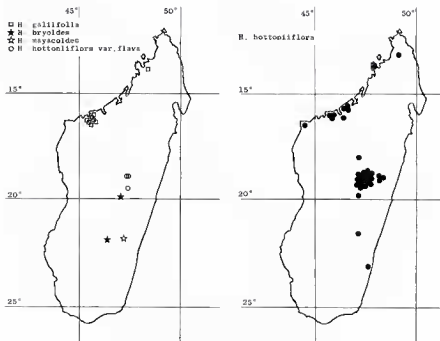
D'autres caractères, tels que le mode de vie annuel, les fleurs axillaires isolées, sont, comparés à une biologie vivace ou à des fleurs groupées en inflorescences différenciées, généralement considérés comme indices d'une évolution plus élaborée. Ce faisceau d'arguments permet de concevoir que *H. mayacoides* et *H. bryoides* représenteraient des formes plus évoluées que les deux autres espèces.

Dans la mesure où la cléistogamie permet d'accroître les possibilités de floraison, et où la fructification est particulièrement efficace chez les fleurs cléistogames, les espèces présentant cette potentialité sont biologiquement favorisées, surtout lorsque les milieux où elles vivent subissent occasionnellement des variations majeures. La cléistogamie potentielle, observée chez *H. hottoniflora* et *H. mayacoides*, peut donc s'interpréter comme une spécialisation biologique.

Enfin, la spécialisation peut être écologique, chez *H. galiifolia*, des eaux minéralisées, ou chez *H. bryoides* et *H. mayacoides*, des berges saisonnièrement inondées.

Les différentes espèces semblent plus ou moins spécialisées, selon que les observations sont morphologiques, biologiques, ou écologiques, bien que le genre soit indiscutablement très évolué (ce qui est habituel dans ce groupe de Scrophulariacées), comme l'atteste par exemple la structure florale complexe et homogène dans toutes les espèces. On a l'impression d'une différenciation récente d'espèces encore peu répandues géographiquement, à partir de formes aquatiques déjà très hautement adaptées.

On peut concevoir que, peut-être à la faveur du cadre insulaire malgache, une diversification secondaire, permettant une étape évolutive ultérieure, aurait pu intervenir dans un groupe préalablement profondément modifié.



Pl. 12. — Répartition géographique des Hydrotriche.

BIBLIOGRAPHIE

- ARBER, A., 1920, rééd. 1963. — *Water Plants*, 436 p., Weinheim, Codicote, New-York.
- BOGNER, J. & HEINE, H., 1968. — Hydrotriche hottoniflora Zucc., eine bemerkenswerte Aquariumpflanze aus Madagascar, die *Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift* 21 (12) : 370-373.
- BONATI, G., 1927. — Scrophulariacées de Madagascar (collections Perrier de la Bâthie, Decary, Waterlot, Vigulier et Humbert, d'Alleizette), *Bull. Soc. bot. Fr.* 74 : 86-101.
- COOK, C. D. K., 1974. — *Water Plants of the World*, 561 p., the Hague.
- HEINE, H. & MICHEL, P., 1969. — Une plante nouvelle en aquariophilie, Hydrotriche hottoniflora Zuccarini (1832), *La Pisciculture française* 17, 1<sup>er</sup> trimestre 1969 : XI-XV.
- LOISEAU, J. E., 1976. — Anisocladie hélicoïdale chez deux Scrophulariacées : Veronica scutellata, Ilysanthes parviflora, *Phytomorphology* 26 (1) : 23-35.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1931. — Scrophulariacées, 14 p., *Catalogue des plantes de Madagascar*, Paris.
- PHILCOX, D., 1970. — A taxonomic revision of the genus *Limnophila* R. Br. (Scrophulariaceae), *Kew Bull.* 24 (1) : 101-170.
- RATAJ, K. & HOREMAN, T. J., 1977. — *Aquarium Plants*, 448 p., Neptune City N. J.
- RAYNAL, A. & PHILCOX, D., 1975. — *Limnophila ceratophylloides* and *L. fluviatilis*, two heteromorphic african species, *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 225-238.
- ZUCCARINI, J. G., 1832. — *Plantarum novarum vel minus cognitarum... fasc. primus Abhandl. Akad. Wissensch. München* 1 : 289-396.

